



Llacs atalassohalins, fauna estepària i crustacis

Miguel Alonso

Departament d'Ecologia, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona

ATHALASSIC LAKES, ESTEPARIAN FAUNA AND CRUSTACEANS. — *Athalassic saline lakes are inland water bodies having no connection to the sea and with salinity exceeding 3 g/L. They lie in steppes or in subdesertic regions, which are characterized by arid or semiarid climate and flat relief. These lakes have enormous ecological value since they represent the only humid spots in vast dry areas, and are thus vital to maintaining the regional biodiversity. In addition to waterfowl, which have centralized the attention of naturalists, steppe lakes greatly warrant interest because of their own limnological characteristics and aquatic biota. These lakes contain very interesting organisms adapted to extreme conditions that have survived from remote times and can thus be regarded as living fossils. Their main adaptations are an ability to maintain their populations in temporary lakes, a fast grow rate, and a physiology capable of surviving in athalassic waters with variable salt content. Such rigorous conditions and fascinating historical factors have resulted in a extraordinarily diverse aquatic fauna, particularly of crustaceans (branchiopods, copepods and ostracods) with intriguing biogeographical and ecological relationships across vast territories such as the Palaearctic Region.*

Introducció

A més d'al mar, es poden trobar aigües salines en ambients molt diferents. Les del mar i les que es troben en zones costaneres en relació amb les aigües marines es denominen talassohalines i es caracteritzen per la dominància de clorur sòdic en la seva composició salina (un 80% aproximadament). Fora d'aquest àmbit, les proporcions en les que els ions dissolts poden trobar-se a les aigües salines poden variar molt, amb dominància d'altres anions com ara els sulfats o els bicarbonats; pel que prenen el nom d'atalassohalines. I en relació amb aquestes és molt recomanable la lectura de "La vida en las aguas saladas no marinas" del Dr. Margalef (1950), una publicació particularment engrescadora per als limnòlegs.

Aquest article tracta de les masses d'aigua epicontinentals amb les esmentades composicions químiques, del seu origen, i del seu interès i importància com a ecosistemes. A causa de les seves condicions extremes, aquestes aigües alberguen comunitats aquàtiques formades per organismes que han desenvolupat adaptacions molt particulars entre els quals, els crustacis constituïrien el paradigma.

Els llacs atalassohalins

Els llacs atalassohalins es defineixen com aquells llacs salats (salinitat de l'aigua igual o més gran de 3 g/L) que no han tingut cap connexió

amb el mar en temps geològics recents o que, després d'haver-se inundat amb aigua marina, i haver-se aquesta evaporat totalment, han estat sotmesos a noves inundacions (Hammer, 1986).

Aquests llacs es formen generalment en zones semidesèrtiques i estepàries que generalment coincideixen amb grans conques sedimentàries o amb extensos erms amb relleu poc pronunciat. El clima és continental extremat i sec, i amb estrès hídric estacional. Els sòls són pobres, amb poca capacitat de retenció d'aigua i amb tendència a la salinització. En l'hidrologia predominen condicions arriques o endorreiques. Al nostre planeta els ambients esteparis ocupen una superfície molt important. A Euràsia es troben a Sibèria occidental, Kazakhstan, Àsia Central, Àsia Menor i part de l'Índia, i a la península Ibèrica apareixen enclavaments molt significatius, la major part coincidents amb les conques sedimentàries dels grans rius Duero, Tajo, Ebro, Guadiana i Guadalquivir. L'interès biogeogràfic i ecològic d'aquestes estepes ibèriques és enorme ja que, a la seva antiguitat s'afegeix el seu aïllament de la resta de les esmentades estepes eurasiàtiques que apareixen a l'est de l'Europa humida. D'altres extensíssimes zones estepàries es troben a Àfrica, Austràlia i a Amèrica.

Com ocorre amb tots els llacs, la formació dels llacs atalassohalins requereix només de l'existència d'una depressió tancada del terreny, o cubeta, i d'aigua. L'origen de la cubeta es troba relacionat generalment amb processos tectònics, càrstics,

Taula 1. Proporcions relatives de bicarbonats, clorurs i sulfats en l'aigua marina i en diversos exemples de llacs atalassohalins trets de fonts diverses (Alonso, 1998; Dumont, 1981).

Massa d'aigua	Tipus salí	% HCO_3^-	% Cl^-	% SO_4^{2-}
Aigua marina		0,39	90,2	9,3
Mar Morta (Jordània-Israel)	Hipersalí	0,06	99,77	0,16
Kratergöl Golu (Anatòlia, Turquia)	Hipersalí	1,12	86,05	12,75
Volcà Quilotoa (Equador)	Mesosalí	11,42	61,56	27,00
Bodón Blanco (Valladolid)	Mesosalí	27,01	63,31	9,67
Caballo Alba (Segovia)	Mesosalí	41,21	42,44	16,33
Bujaraloz (Zaragoza)	Hipersalí	0,96	48,38	50,65
Gallocanta (Zaragoza)	Hipersalí	1,14	71,90	29,31
Salada Chiprana (Zaragoza)	Hipersalí	0,46	68,23	31,30
Hito (Cuenca)	Mesosalí	3,60	26,44	69,87
Camino de Villafranca (Toledo)	Hipersalí	13,86	22,90	63,23
Salada de Campillos (Málaga)	Hipersalí	0,30	76,84	22,85
Fuente de Piedra (Málaga)	Hipersalí	0,38	86,43	13,17

volcànics, eòlics o de dinàmica fluvial. L'origen de l'aigua pot ésser l'escorrentia superficial, la precipitació directa i aportacions subterrànies. El manteniment de l'aigua ve definit pel balanç hídric; quan les aportacions són iguals o més grans que les sortides (desguàs superficial, infiltració subterrània i evaporació) el llac es manté inundat; quan les sortides superen les aportacions, el llac s'asseca. Gran part dels llacs atalassohalins són arreics o endorreics, de forma que la sortida més important és per evaporació, el que explica que al llarg de la seva història han anat concentrant sals. A partir del seu cicle hidrològic, els llacs atalassohalins poden registrar variacions importants

de la salinitat, la qual baixa en els períodes de més aportació i es va incrementant a mida que l'evaporació cobra més importància relativa en el balanç. L'escassa profunditat suposa un estret contacte de l'aigua i el substrat, pel que aquests llacs constitueixen un fidel reflex de la litologia local i, sobre materials solubles, les sals que arriben amb les aportacions superficials i subterrànies, i les procedents de la mateixa cubeta confereixen a l'aigua d'aquests llacs composicions salines molt particulars que van evolucionant d'acord amb els esmentats canvis hidrològics.

A la taula 1 es comparen les proporcions relatives dels anions principals que intervenen en la



Figura 1. Kratergöl Golu (Turquia). Llac hipersalí atalassohalí de tipus clorurat en el cràter d'un volcà.



Figura 2. Laguna de Chiprana (Zaragoza). Amb els seus 3 m de fondària màxima és l'únic llac hipersalí atalassohalí permanent de la península Ibèrica. Aquest llac té un interès científic extraordinari pels seus tapets microbians.

salinitat en l'aigua marina i en alguns exemples d'aigües atalassohalines mesosalines (20-50 g/L) i hipersalines (>50 g/L). La diversitat de tipus d'aigües d'acord amb la seva composició salina és molt gran. Es poden trobar des d'aigües amb un domini gairebé absolut dels clorurs com ara les de la mar Morta; aigües molt semblants a les marines, encara que atalassohalines en no tenir-hi cap relació (Kratergöl); aigües amb domini de sulfats com les de les llacunes de la Mancha (Hito i Camino de Villafranca); i aigües amb alcalinitats relatives molt elevades (Bodón Blanco i Caballo Alba) que correspondrien a aigües sòdiques, l'única cosa que explicaria la concentració relativa tan elevada de bicarbonat en un llac salí.

La variabilitat morfològica dels llacs atalassohalins és molt gran. Hi ha des dels que tenen cubetes de grans dimensions i profundes fins als formats en cubetes molt somes més o menys extenses. Els primers són generalment d'origen tectònic; una expressió extrema de llac tectònic endorreic hipersalí seria la mar Morta, la salinitat de la qual és vuit vegades superior a la de la mar Mediterrània. Dins dels llacs d'origen volcànic, els més grans són els que ocupen cràters extints com ara el Kratergöl Golu (fig. 1) a Turquia i el Quilotoa als Andes equatorians; però a la península Ibèrica els llacs atalassohalins d'aquest origen es troben al Campo de Calatrava (Ciudad Real) i constitueixen un grup excepcionalment interessant originat per explosions hidrotermals (maars) que han

donat origen a cubetes somes; de les quals sols un parell són llacs salats (Ubaldo, 2011). La resta dels llacs atalassohalins d'origen càrstic, eòlic o de dinàmica fluvial són també soms encara que poden ocupar grans extensions.

Els llacs atalassohalins profunds tendeixen a ésser permanents (fig. 2). A mida que es redueix la fondària, s'incrementa la probabilitat que els llacs s'assequin. De fet, atès que la major part d'aquests llacs s'assenten en el domini estepari, sec i amb poc relleu, el tipus més estès de llac atalassohalí és som i temporal (figs. 3 i 4). Els temporals poden ésser periòdics, amb la fase inundable lligada a pluviositat estacional, o efímers i d'inundació imprevisible.

Molts dels llacs esteparis que hi havia originalment a la península Ibèrica han desaparegut o es troben força malmesos. Per la seva incompatibilitat amb l'agricultura, la qual ha envaït la quasi totalitat del territori potencialment cultivable principalment a les zones més planes corresponents a les conques sedimentàries, aquests llacs han estat dessecats. Així teníem elements lacustres molt rellevants en el passat com ara la Laguna de la Janda (5.000 ha), el Mar de Campos (4.000 ha) i la Laguna de Antela (3.500 ha) que han estat totalment eliminats. Però un conjunt interessant d'aquests llacs esteparis ha pogut sobreviure gràcies justament al seu caràcter hipersalí, ja que les terres guanyades després de la seva dessecació no eren adequades per al conreu a causa de la



Figura 3. Laguna del Caballo Alba (Segovia), un exemple de llac salat som i temporal de tipus sòdic (concentració relativa de bicarbonats molt elevada).



Figura 4. Laguna del Hito (Cuenca) un exemple de llac salat som i temporal de tipus sulfatat.

seva elevada salinitat i de l'escassa capacitat de drenatge dels sòls que quedaven. Però bona part d'aquests llacs hipersalins, encara que es mantinguin, tampoc es troben lliures d'importants pressions com ara la contaminació o la dulcificació de

les seves aigües per excedents de rec o abocament d'aigües servides, depurades o no. Exemples de aquests llacs força alterats són la laguna de Sariñena i les llacunes de la Mancha (Armengol *et al.*, 1975)

La fauna estepària

Justament per les seves característiques tan particulars, els llacs esteparis i, per extensió els llacs atalassohalins, constitueixen uns ecosistemes de gran valor ecològic. Aquests llacs són molt importants des del punt de vista territorial ja que des de qualsevol punt de vista són elements de particular bellesa i el seu conjunt introdueix forma, color i humitat en els, en ocasions, monòtons paisatges esteparis. Però el que és més important és que són imprescindibles per al manteniment de la biodiversitat d'amplis territoris. Els llacs esteparis són extraordinàriament productius i, per la seva naturalesa fluctuant, moltes vegades temporal o efímera, concentren la producció biològica en polsos que són explotats per l'avifauna migradora. I a més de l'indubtable interès que posseeixen, aquests llacs atresoren una biota aquàtica interessantíssima, adaptada a la vida en condicions extremes, rica en endemismes i en autèntics fòssils vivents. De fet, es tracta d'ecosistemes que al llarg de l'evolució han actuat com a veritables laboratoris de creació de biodiversitat en constituir una interfase entre el medi aquàtic i el terrestre, que configura unes condicions ecològiques molt singulars i inestables, enfront de les quals la vida ha tingut prou força que diversificar-se maximitzant les seves capacitats d'adaptació.

Aus i organismes aquàtics són els elements més destacats de la biodiversitat dels llacs esteparis. Les primeres es coneixen bé gràcies a la labor dels ornitòlegs que en els dos darrers segles han portat a terme amb dedicació molt preferent a aquests llacs, generalment extenses i soms, als que s'han vingut designant com «aiguamolls» o «zones humides». D'aquesta manera els llacs esteparis quedaven fora del concepte de «llac» i la seva raó ecològica d'ésser no passava de constituir un excepcional suport per a les aus aquàtiques.

A la península Ibèrica, els estudis iniciats a la segona meitat del segle XX pel professor Ramón Margalef (Margalef, 1947, 1956), posaren de manifest per primera vegada l'extraordinària riquesa de la biota aquàtica dels llacs esteparis, molt superior aquesta a la de la resta d'ecosistemes aquàtics epicontinental, com podrien ésser els que sempre s'havien considerat com a llacs, o els mateixos rius. Els organismes integrants pertanyen a un ampli ventall de tipus biològics: procarïotes, algues unicel·lulars, algues macrofítiques, fanerògames aquàtiques i invertebrats aquàtics, el coneixement dels quals està molt lluny d'ésser complet en l'actualitat.

Tres factors han contribuït, de forma combinada, a la gran biodiversitat dels llacs esteparis. El primer la seva antiguitat. Els llacs esteparis daten del Miocè, una etapa de la història de la Terra caracteritzada per una notable aridesa, i han mantingut la seva configuració inicial fins a l'època actual. Ja al Miocè albergaven una bio-

ta molt més antiga. Almenys durant els períodes anteriors al Pleistocè, hagué d'existir una elevada continuïtat geogràfica longitudinal del domini estepari que permeté l'intercanvi d'organismes, el que explica la relativa semblança de la seva biota al llarg de la regió Paleàrtica. El segon factor, la gran varietat de combinacions de característiques ambientals que presenten aquests llacs, no sols en l'espai sinó també en el temps, com ara diferents graus de salinitat, de terbolesa inorgànica i de duració de l'hidroperíode, les quals han estimulat l'aparició de nombroses espècies amb adaptacions i requeriments ambientals diferents. I el tercer factor seria la fragmentació de les condicions estepàries durant les glaciacions, i encara en l'actualitat, mantenint-se a la península Ibèrica àrees estepàries relictas, en els llacs de les quals persisteix una biota molt antiga que ha evolucionat de forma aïllada, donant lloc a un ric contingent d'endemismes.

Els crustacis

Als llacs, la fauna d'artròpodes més diversificada es troba normalment constituïda per uns grups determinats de crustacis. Es podria dir que aquests són els únics artròpodes que quan apareixen en una massa d'aigua és perquè posseeixen totes les adaptacions necessàries per habitar-la, ja que en ella han de completar el seu cicle vital. La resta dels artròpodes aquàtics, com ara els crancs o els insectes, tenen capacitat de continuar la seva vida traslladant-se a una altra massa d'aigua quan les condicions en què viuen es tornen inapropiades. Els grups de crustacis que poden romandre en un llac determinat, qualsevol sigui el canvi natural que aquest registri, són els branquiópodes, els copèpodes i els ostràcodes.

L'adaptació més interessant dels mencionats grups de crustacis és la capacitat de sobreviure al període sec en els llacs temporals mitjançant ous de desenvolupament diferit. Aquests ous resistents a la dessecació poden quedar al sediment i fer eclosió quan el llac torna a inundar-se, moltes vegades independentment del temps que hagi transcorregut, ja que poden mantenir-se viables en sec durant molts anys. A més, aquests ous poden dispersar-se per mitjà d'animals (aus aquàtiques principalment), vent, corrents d'aigua, etc. Això fa que aquests grups de crustacis apareguin pràcticament en tots els llacs del món, fins i tot en els que es troben en els deserts més remots i àrids.

Després de l'eclosió, el desenvolupament i l'arribada a la maduresa amb capacitat reproductora es compleix de forma molt ràpida, la qual cosa constitueix una altra adaptació a la vida en medis altament fluctuants, que poden assecar-se sobtadament, o canviar dràsticament alguna altra variable molt sensible com ara la salinitat. Els cladòcers, alguns anostracis i els ostràcodes tenen generacions partenogenètiques, el que a més per-



Figura 5. Grans branquiòpodes en una mostra recollida a un llac estepari de Mongòlia.

met l'ocupació ràpida i eficient del medi aquàtic. Els mascles acostumen a aparèixer quan es donen unes condicions determinades, que normalment estarien en relació amb la proximitat de condicions desfavorables. Després de l'aparellament, les femelles desenvolupen els ous resistents. Els cladòcers encara serien els millor adaptats en aquest sentit, perquè són els únics que tenen un desenvolupament que podria dir-se directe, ja que els ous es desenvolupen en la càmera incubadora de les femelles partenogenètiques i surten al medi amb una organització anatòmica semblant a la dels adults. Per la seva part, ostràcodes, copèpodes, anostracis, conostracis i notostracis inicien el seu desenvolupament a través d'un estadi de larva naupli o metanaupli.

La salinitat és un factor a què els organismes aquàtics s'han d'adaptar mitjançant mecanismes fisiològics de regulació osmòtica. En general, els crustacis que aquí es tracten viuen dintre d'uns límits concrets de salinitat (estenohalins), la qual cosa fa que el seu desenvolupament estigui limitat a tipus determinats de llacs i, dintre d'aquests llacs, a les fases del cicle temporal salí. És interessant comentar que els crustacis d'aigües thalassohalines són més eurihalins que els d'aigües atalassohalines, aquests darrers originats en aigua dolça. Així als llacs esteparis es troben crustacis d'aigües dolces, i d'aigües més o menys salades atalassohalines (hiperhalines, mesohalines i oligohalines).

La terbolesa inorgànica ve donada per argiles en suspensió col·loïdal i configura uns ambients aquàtics molt característics en les estepes dominats pel metabolisme heterotròfic. És a dir, les partícules d'argila no permeten la captació de la llum ni per les algues del fitoplàncton ni pels macrofits arrelats i, d'aquesta manera, la xarxa tròfica del llac s'organitza entorn a detritus, matèria orgànica dissolta, bacteris, fongs i invertebrats. En aquests ambients existeix una fauna de crustacis molt particular, concretament branquiòpodes que s'alimenten filtrant partícules d'argila i aprofitant la matèria orgànica que aquestes porten adsorbida.

Els crustacis més exclusius dels llacs esteparis són els grans branquiòpodes (fig. 5): aquests són organismes molt antics: anostracis del Juràssic Superior; notostracis del Carbonífer i conostracis del Silúric. Són veritables fòssils vivents. Aquests crustacis són relativament grans, molt més que la resta dels crustacis dels que es venia parlant; els anostracis i conostracis poden arribar a 5 cm, i els conostracis a 2 cm. Aquests grups han pogut arribar fins als nostres dies gràcies a les seves adaptacions a les condicions extremes que imposen aquests ambients.

La presència d'aquests organismes tan resilients és una mostra de la llarga història dels llacs esteparis, i resulta molt interessant veure com es troben distribuïts per totes les zones àrides o subàrides del món. A la regió Paleàrtica és molt il·lustratiu trobar afinitats faunístiques d'aquests or-

Taula 2. Grans branquiòpodes en la península Ibèrica i Mongòlia. Dos territoris ben allunyats de la regió Paleàrtica amb llacs esteparis semblants i faunes característiques afins.

	Península Ibèrica	Mongòlia
Llacs hipersalins	Anostraca <i>Artemia parthenogenetica</i> <i>Artemia salina</i> <i>Branchinecta media</i>	Anostraca <i>Artemia sinica</i> <i>Branchinecta media</i>
Llacs mesosalins	Anostraca <i>Phallocryptus spinosa</i> <i>Branchinecta orientalis</i> <i>Branchinecta ferox</i>	Anostraca <i>Phallocryptus tserensodnomi</i> <i>Branchinecta orientalis</i>
Llacs oligohalins	Anostraca <i>Branchipus cortesi</i> <i>Branchipus schaefferi</i> <i>Tanyastix stagnalis</i> <i>Chirocephalus diaphanus</i> <i>Streptocephalus torvicornis</i> <i>Linderiella baetica</i> Notostraca <i>Triops cancriformis simplex</i> <i>Triops cancriformis mauritanicus</i> <i>Lepidurus apus</i> Conchostraca <i>Cyzicus grubei</i> <i>Cyzicus tetracerus</i> <i>Isaura mayeti</i> <i>Maghrebestheria maroccana</i>	Anostraca <i>Branchidopsis affinis</i> <i>Galaziella murae</i> <i>Galaziella gobistepensis</i> <i>Galaziella mongoliana</i> <i>Chirocephalus bobrinskii</i> Notostraca <i>Triops granarius</i> <i>Lepidurus couesii</i> <i>Lepidurus mongolicus</i> Conchostraca <i>Eocyzicus davidi</i> <i>Eocyzicus sahlbergi</i> <i>Leptestheria dahalacensis</i> <i>Lynceus</i> sp.

ganismes en territoris molt allunyats com ara la península Ibèrica (Alonso, 1996) i Mongòlia (Alonso, 2010). Encara que s'observen poques espècies coincidents, els tipus biològics i tàxons són molt afins, tant en les seves característiques morfològiques com autoecològiques (vegeu taula 2).

Agraïments

Els estudis de llacs esteparis en la regió Paleàrtica (península Ibèrica, Turquia, Iran, Mongòlia) estan finançats pel "Programa de Conservación de la Biodiversidad" d'ENDESA.

Bibliografia

- Alonso, M. (1998). Las lagunas de la España peninsular. *Limnetica*, 15: 1-176.
- Alonso, M. (1996). Crustacea, Branchiopoda. In: Ramos M.A. et al. (eds.), *Fauna Ibérica*, vol. 7. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 486 pp.
- Alonso, M. (2010). Branchiopoda and Copepoda (Crustacea) in Mongolian Saline Lakes. *Mongolian Journal of Biological Sciences*, 8(1): 9-16.
- Armengol, J., Estrada, M., Guiset, A., Margalef, R., Planas, D., Toja, J. i Vallespinón F. (1975). Observaciones limnológicas en las lagunas de la Mancha. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 4(8): 11-27.
- Dumont, H.J. (1981). Kratergöl, a deep hypersaline crater-lake in the steppic zone of western-Anatolia (Turkey), subject to occasional limno-meteorological perturbations. *Hydrobiologia*, 82: 271-279.
doi: [10.1007/978-94-009-8665-7_21](https://doi.org/10.1007/978-94-009-8665-7_21)
- Hammer, U.T. (1986). *Saline lake ecosystems of the World*. H.J. Dumont (ed.). Monographiae Biologicae, 59: 1-616.
- Margalef, R. (1950). La vida en las aguas saladas no marinas. *Iberica*, 185: 1-8.
- Margalef, R. (1947). Estudios sobre la vida en las aguas continentales de la región endorréica manchega. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, 4: 5-51.
- Margalef, R. 1956. La vida en las aguas de elevado residuo salino de la provincia de Zamora. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, 24: 123-136.
- Ubaldo, R. 2011. *Análisis biogeográfico de las lagunas volcánicas de la península ibérica. Bases científicas para su gestión*. Tesis Doctoral. Departamento de Geografía y Ordenación del Territorio. Universidad de Castilla La Mancha. 1038 pp.